

О ВИДАХ ГРУППЫ *IXODES PERSULCATUS* (PARASITIFORMES, IXODIDAE)

VII. ПАЛЕОГЕНЕЗ ЮЖНОЙ ВЕТВИ ГРУППЫ *IXODES PERSULCATUS* И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С *I. RICINUS* (L.)

Н. А. Филиппова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Рецентные особенности ареалов видов южной ветви группы *I. persulcatus*: *I. kazakstani*, *I. nipponensis*, *I. kashmiricus* и некоторых из сопредельной фауны, равно как и их биотопические связи, свидетельствуют о плиоценовом возрасте этих видов. На основе сравнительно-онтогенетических данных показано, что *I. ricinus* относится к той же филогенетической ветви в пределах подрода *Ixodes* (s. str.), что и виды группы *I. persulcatus*. Зоогеографические данные свидетельствуют также о плиоценовом возрасте *I. ricinus* и тесной связи между становлением его ареала и историей европейских мезофильных лесов.

Хорошо известно, что клещевой энцефалит распространен в тепло-умеренной зоне Евразии и отсутствует на других континентах. Основными переносчиками вирусов клещевого энцефалита служат два вида рода *Ixodes* Latr., 1795 — *I. persulcatus* Schulze, 1930 и *I. ricinus* (L., 1758). *I. persulcatus* распространен по южной части таежной зоны, от Прибалтики и Карелии до Тихоокеанского побережья и прилежащих к нему островов, а *I. ricinus* — в зонах смешанных и широколиственных европейских лесов, от всего протяжения Атлантического побережья и прилежащих к нему островов до Среднего Заволжья. На всем протяжении ареалов этих двух видов существуют природные очаги клещевого энцефалита.

Естественно, что при сравнительном изучении возбудителя этого заболевания, а также особенностей эпидемиологии на огромной территории нозоареала значительный интерес представляет вопрос о взаимоотношениях (не только рецентных, но также и в палеогенезе) основных переносчиков.

Иксодовые клещи — группа, по которой нет палеонтологических данных, и судить об истории видов мы можем только на основе сопоставления данных систематики и реконструкции закономерностей происхождения их ареалов. Последняя базируется на детальном изучении рецентных ареалов и экологии и сопоставлении их с данными палеогеографии и особенно палеоботаники.

На данном этапе накоплено достаточно фактов в области филогенетической систематики, экологии и зоогеографии видов рода *Ixodes*, что позволяет сделать попытку оценить взаимоотношения в палеогенезе основного переносчика вирусов клещевого энцефалита в Европе — *I. ricinus* с группой *I. persulcatus* в целом и с собственно *I. persulcatus*, как основным переносчиком в азиатской части нозоареала.

Виды группы *I. persulcatus* — собственно *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi* Pom., 1948, *I. nipponensis* Kitaoka et Saito, 1967, *I. kashmiricus* Pom., 1948, *I. kazakstani* Ol. et Sor., 1934, а в зарубежной фауне еще и *I. granu-*

latus Supino, 1897, *I. nuttallianus* Schulze, 1935, *I. hyatti* Clifford, Hoogstraal et Kohls, 1971 и, возможно, некоторые другие, пока еще очень мало изученные виды, как и *I. ricinus*, принадлежат к подроду *Ixodes* (s. str.) Latr. Подрод *Ixodes* (s. str.) имеет весьма определенный тип строения на протяжении всего онтогенеза, отграниченный значительным хиатусом от остальных подродов (Филиппова, 1958а). Описание многих новых видов в течение последних лет и накопление данных по сравнительной морфологии в отношении рода *Ixodes* в целом еще более утвердили морфологическую компактность подрода *Ixodes* (s. str.).

Вместе с этим проведенный нами сравнительно-онтогенетический анализ палеарктических и некоторых неарктических видов подрода *Ixodes* (s. str.) показывает, что в пределах этого подрода имеется несколько естественных групп. Группы неравномерны по видовому составу, морфологические различия между ними иного порядка, чем между подродами, мозаично разбросаны по фазам онтогенеза и не дают хиатусов.

РЕЦЕНТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АРЕАЛОВ ЮЖНОЙ ВЕТВИ ГРУППЫ *I. PERSULCATUS*

Ранее нами были показаны сравнительные особенности ареалов *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* и предпринята реконструкция их палеогеографов (Филиппова, 1971). Эти виды представляют северную ветвь группы *I. persulcatus*. Рассмотрим ареалы южной ветви этой группы.

I. kazakstani достоверно известен только из Тянь-Шаня, где он распространен тремя пятнами: в долине р. Или (Казахстан), в Иссыккульской котловине и в долине р. Талас (Киргизия). В долине р. Или найден по левым притокам — Чарын и Чилик, а также в нижнем течении (Ушакова, 1958, 1960; коллекционный материал ЗИН АН СССР). Хребты Заилийский и Кунгей Алатау отделяют этот участок ареала от более южного, расположенного в днище Иссыккульской котловины, а именно занимающего северное, восточное и юго-восточное побережье озера Иссык-Куль (Филиппова, 1958б; Гребенюк, 1966). Наиболее изолированно стоят находки из долины р. Талас (коллекционный материал). Эта часть ареала отделена от прииссыккульской хребтами Терской Алатау, Таласским и Киргизским. В долине р. Или обитает в тугайных зарослях, образуемых в основном лозом (Ушакова, 1958). На побережье Иссык-Куля обитает в прибрежных, также тугайного типа, зарослях обленихи, чередующихся с луговыми степями (Филиппова, 1958б).

Тугайные леса в зоне распространения *I. kazakstani* произрастают узкой полосой или небольшими массивами, чередующимися с лугами. В Иссыккульской котловине, как, по-видимому, и в других частях ареала, *I. kazakstani* обитает на незатопляемых территориях. Неотъемлемое свойство незатопляемых тугайных лесов — близость грунтовых вод — наряду с луговой растительностью создают условия увлажнения в припочвенном слое, достаточные для обитания мезофильного *I. kazakstani*.

Вертикальный диапазон распространения *I. kazakstani* от 500 (долина р. Или) до 1650 м н. ур. м. (днище Иссыккульской котловины). Выше по склонам, обрамляющим оз. Иссык-Куль хребтов Кунгей и Терской Алатау, не встречен ни в поясе предгорных степей, ни в среднегорном лесолугово-степном поясе, несмотря на обследование как пойменных, так и плакорных биотопов с кустарниковыми зарослями и лиственными лесами. Однако в тех более высоких вертикальных поясах, где *I. kazakstani* отсутствует, заросли кустарников и лиственные леса не носят характера тугайных, и в их составе преобладает бореальная растительность.

В Тянь-Шане *I. kazakstani* распространен в весьма тесном территориальном соседстве с *I. persulcatus*, обусловленном соседством таких различных биотопов, как тугайные леса, луговые степи и леса тяньшанской ели, существующих вследствие сложных особенностей расчленения рельефа. Однако приуроченность к свойственным каждому виду биотопам выдержива-

ется очень четко, что было показано на обширном фактическом материале по Иссыккульской котловине (Филиппова, 19586).

Хозяевами имаго *I. kazakstani* служат заяц-толай, фазан, а преимагинальных фаз еще и грызуны — лесная и домовая мыши, лесная соня, серый хомячок и др., концентрирующиеся в биотопах, свойственных этому виду. Частичное паразитирование преимагинальных фаз *I. kazakstani* и *I. persulcatus* на одних и тех же видах грызунов приходится на разные биотопы. Учитывая трофические связи этих видов в целом (Филиппова, 1971), можно говорить о трофической специализации *I. persulcatus* в значительной степени к представителям таежной фауны, а *I. kazakstani* — к представителям более южных фаун, населяющим рецентные тугайные леса Тянь-Шаня. Исторические корни прослеженной специализации несомненны.

Ареал *I. nipponensis* охватывает узкую прибрежную полосу юго-запада Советского Приморья (Филиппова и Беляев, 1970), полуостров Корея (Arthur, 1957)¹ и Японские острова: юг Хоккайдо, Хонсю, Садо, Кюсю, Сикоку (Kitaoka et Saito, 1967; Yamaguti a. oth., 1971; коллекционный материал ЗИН АН СССР, собранный С. П. Чунихиным). Наиболее высокой численности достигает на Хонсю и более южных островах, характеризующихся теплым морским климатом. В Приморье распространен по побережью залива Петра Великого главным образом в Хасанском районе, характеризующимся мягким климатом и своеобразной растительностью. На Японских островах встречается также преимущественно в прибрежных районах — юга Хоккайдо, практически вдоль всей береговой линии более южных островов (Yamaguti a. oth., 1971).

В Приморье *I. nipponensis* четко придерживается увлажненных биотопов с диффузно вкрапленными реликтовыми долинными широколиственными лесами с господством дуба зубчатого и редколесьем из дуба зубчатого и березы Шмидта. Подобные растительные формации имеют наибольшее распространение южнее, на полуострове Корея и на Японских островах.

Проведенное нами определение и переопределение обширнейших сборов практически со всей территории южного Приморья показало, что *I. nipponensis* полностью отсутствует как в таежных горных и долинных лесах, так и в их дериватах — вторичных лиственных лесах. Не найден и в открытых биотопах ни Приханкайско-Суйфунской низменности, ни восточного побережья южного Приморья, климатические условия которых значительно суровее, чем прибрежной полосы юго-запада. Таким образом, вопрос о северной границе *I. nipponensis* на материке можно считать решенным.

На юго-западе Приморья, а также на островах Хоккайдо и Хонсю ареал *I. nipponensis* тесно соприкасается, а местами и перекрывается с ареалом *I. persulcatus*. На материке, в южном Приморье, несмотря на то что основные прокормители преимагинальных фаз *I. nipponensis* — полевая мышь и дальневосточная полевка, в более северных районах прокармливают частично и преимагинальные фазы *I. persulcatus*, биотопическая специализация этих двух видов клещей весьма четкая. *I. persulcatus* очень редок в биотопах, свойственных *I. nipponensis*, и численность его здесь очень низкая (Филиппова и Беляев, 1970).² Нельзя согласиться с данными новейшей сводки (Yamaguti a. oth., 1971) о распространении *I. persulcatus* на Японских островах, приводимыми по более старой литературе, проверить которые авторы, очевидно, не имели возможности. Уже тот факт, что распространение *I. persulcatus* на южных островах приводится вперемежку с якобы *I. ricinus* говорит о том, что эти данные ошибочны и требуют ревизии. Достоверно известное распространение *I. persulcatus* на острове

¹ В этой работе автор обозначает вид как близкий к *I. ricinus* и приводит некоторые его диагностические признаки, которые позволили нам судить, что это — *I. nipponensis*.

² Не исключено, что *I. persulcatus* регулярно заносится в Хасанский район со скотом, который почти ежегодно привозят туда на летние пастбища из более северных таежных районов.

Хонсю ограничено горно-таежными районами северной части острова (Kitaoka a. Saito, 1967).

Распространение *I. kashmiricus* изучено еще очень слабо, и пока нельзя говорить об ареале как таковом. Найден в горных районах Средней и Центральной Азии: Тянь-Шань — северные и восточные склоны хребта Терской Алатау, ущелья Ульен Кокпак и Чон Джаргылчак (Киргизия); западные Гималаи — бассейн р. Чинаб и близ г. Сринагар (Индия, Кашмир). В хребте Терской Алатау обнаружен в лесо-лугово-степном вертикальном поясе у нижней границы леса, на высоте 2000 и 2500 м н. ур. м.

Распространение видов зарубежной фауны группы *I. persulcatus* изучено еще далеко недостаточно. Но известно, что они приурочены в значительной мере к горным лиственным лесам, горным пойменным лесам, перемежающимся с луговой и кустарниковой растительностью, т. е. встречаются в мезофильных биотопах гор южной и юго-восточной Азии (Clifford a. oth., 1971; Clifford, Keirans a. Hoogstraal, 1971).

Ареал *I. ricinus* изучен весьма детально. Литература по этому вопросу насчитывает многие десятки названий. Большой вклад в его изучение внесен отечественными и зарубежными иксодологами (Оленев, 1934; Померанцев, 1948, 1950; Nuttall a. oth., 1911; Senevet, 1937; Дренски, 1955; Rosicky et al., 1960; Aeschlimann a. oth., 1965; Feider, 1965; Lachmajer, 1967; Eichler, 1968, и др.). Наиболее полные данные о распространении этого вида сведены в работах Кучерука с соавторами (1969) и Коренберга с соавторами (1971).

Резюмируя данные литературы о распространении *I. ricinus* в плане территориального охвата, можно сказать, что ареал его занимает почти всю Европу, оставляя за своими пределами лишь северные, северо-восточные, юго-восточные и юго-западные ее оконечности. В плане зональных связей ареал этого вида почти полностью совпадает с распространением европейских равнинных и горных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Заходя на севере ареала в подзону южной и даже средней тайги, *I. ricinus* придерживается осветленных лиственными породами вторичных лесов, сосново-лиственных лесов, вырубков, опушек и лугов с зарослями кустарника. Широко распространен и достигает значительной численности в горных мезофильных лесах западной и средней Европы. В ксерофильных лесах южной Европы — очень редок. Южнее границы сплошных равнинных широколиственных лесов в восточной части ареала малочислен и локализуется по пойменным лесам и древесно-кустарниковым зарослям в понижениях рельефа. После перерыва в степной зоне южной Украины, Нижнего Дона, Кубани, Нижнего Поволжья встречается в горных лесах Крыма, Большого и Малого Кавказа, Талыша. Восточнее среднего Заволжья регистрируются единичные находки, вплоть до Тоболо-Ишимского междуречья (Ганиев, 1954; Гибет и Никифоров, 1959; Стадухин, 1968). Имеются указания на распространение *I. ricinus* в горных лесах северо-западной Африки (Nuttall a. oth., 1911; Arthur, 1965).

Область перекрытия ареалов *I. ricinus* и *I. persulcatus* весьма велика и совпадает с взаимным проникновением формаций смешанных европейских лесов и тайги. Дифференциация в приуроченности к биотопам у этих двух видов, естественно, не столь резкая, как у *I. kazakstani* и *I. nipponensis* по отношению к *I. persulcatus*, но все же достаточно хорошо выражена. Данные литературы по экологии *I. ricinus* и *I. persulcatus* в зоне трансгрессии ареалов базируются в основном на изучении имагинальной фазы. *I. persulcatus* тяготеет к вкраплениям коренных хвойных и смешанных лесов таежного типа. Поэтому, чем южнее, тем его распространение более мозаично и приурочено в основном к возвышенностям (Валдай, Смоленско-Московская, Средне-Русская, Карпаты). *I. ricinus* в зоне трансгрессии придерживается биотопов с господством неморального элемента, а также осветленных в результате хозяйственной деятельности человека. Совместное обитание этих двух видов отмечено в Карелии (Хейсин, 1950), на востоке

Псковской (коллекционный материал ЗИН АН СССР), в Ленинградской (коллекционный материал, Золотов, и др., 1969; Ульянова и др., 1969) и Вологодской (Шепелев, 1963) областях, Татарской АССР (Бойко, 1959).

К ИСТОРИИ АРЕАЛОВ ВИДОВ ЮЖНОЙ ВЕТВИ ГРУППЫ *I. PERSULCATUS* И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЭТИХ ВИДОВ С *I. RICINUS*

Исторический подход к рецентным особенностям ареалов и биотопических связей позволил показать в предыдущем сообщении, что из двух видов — *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, представляющих таежную фауну, только один первый связан с тайгой происхождения. Тогда как *I. pavlovskyi* первично был связан с плиоценовыми широколиственными лесами, о чем говорят как особенности его ареала, разобщенного на огромном протяжении Восточной Сибири, так и рецентные связи в обеих частях ареала с лесными формациями и биотопами, осветленными листопадными породами и насыщенными флористическими плиоценовыми реликтами.

Рассмотрим теперь ареалы и биотопические связи видов южной ветви группы *I. persulcatus* с точки зрения их происхождения.

Реликтовый характер ареала *I. kazakstani* не вызывает сомнений. Мозаичность тугайных лесов в Тянь-Шане и окружение их открытыми ксерофильными ландшафтами или облесенными, но с иными условиями микроклимата объясняют и прерывистое рецентное распространение этого вида. Существенного изменения общей характеристики ареала *I. kazakstani*, приведенной выше, произойти, очевидно, не может: если этот вид и будет обнаружен в других районах в пределах Тянь-Шаня или за его пределами, то ареал по-прежнему останется разобщенным на несколько пятен вследствие стенобионтности вида и разобщенного характера произрастания в настоящее время лесов тугайного типа.

С точки зрения происхождения тугайные леса Тянь-Шаня рассматриваются как реликты плиоценовой тургайской флоры, имевшей в неогене более широкое распространение (Синицын, 1962). Специальные исследования, например Чарынских тугайных лесов (где расположено северное пятно ареала *I. kazakstani*) показали, что их реликтовость подтверждается как составом сопутствующих пород, так и окружением более молодых ландшафтов (Грибанов и др., 1970). Наиболее вероятно предположить, что сокращение и разобщение ареала *I. kazakstani* происходило в течение четвертичного периода, когда в Тянь-Шане шло интенсивное поднятие и формирование современного рельефа и ландшафтов. Известная по литературе (Сидоров, 1963; Синицын, 1967) тенденция тугайных лесов к сокращению по площади на протяжении четвертичного периода, именно в его сухие и более теплые фазы, когда падал уровень озер, сокращался поверхностный сток и понижился уровень грунтовых вод (например, субатлантическое время и др.), вела, очевидно, к сокращению ареала *I. kazakstani*. Больше того, связь с биотопами, рецентное распространение которых не только ограничено, но и постоянно сокращается в основном под воздействием антропогенных факторов (Грибанов и др., 1970), говорит за то, что и в будущем приходится ожидать сокращение ареала этого вида.

Разрыв ареала *I. nipponensis* на материковую и островные части произошел непосредственно вследствие орогенических причин. Наличие *I. nipponensis* на всех островах Японского архипелага, в том числе и на южных, дает основание предполагать, что уже к плиоценовому отделению южных, а затем и центральных Японских островов от материка этот вид имел весьма широкий ареал. Вполне возможно, что в плиоцене он был даже шире современного, по крайней мере на севере материковой части. Последнее предположение основывается на известных фактах о том, что к периоду первого (плиоценового) отделения Японских островов от материка теплоумеренный муссонный климат и ландшафты, характеризующиеся условиями обитания, близкими к оптимальным современным (подобные таковым на центральных Японских островах), имели наибольшее распространение в прибрежной восточной Азии и достигали на материке Камчатки (Сини-

цын, 1962 и 1965). Сужение материковой части ареала *I. nipponensis* на севере, т. е. в пределах Приморья, произошло в период похолодания в этой области, связанного с плейстоценовым оледенением Сибири. Существование в плейстоцене вновь сухопутной связи между материком и центральными Японскими островами — «Корейского моста» могло послужить для повторных связей материкового и островного ареалов *I. nipponensis*. Во всяком случае, верхний предел разрыва ареала этого вида должен быть датирован плейстоценовым разрывом между материком и островами, происшедшим вследствие опускания суши в юго-восточной части азиатского материка и трансгрессии океана.

Померанцев (1948), которому было известно всего 2 экземпляра *I. kashmiricus* из западных Гималаев, считал его южным подвигом *I. persulcatus*, проникшем туда с севера. Исходя из видовой самостоятельности *I. kashmiricus* (Филиппова, 1969), его тесных родственных связей с видами южной ветви группы *I. persulcatus*, а также, вероятно, весьма широкого распространения в средневысотной лесной зоне западных Гималаев³ наиболее логично предположение, что единичные его находки в Тянь-Шане — северные реликты сплошного плиоценового ареала, разобщенного и чрезвычайно сократившегося на севере вследствие четвертичного поднятия обширнейших горных систем, включающих Тянь-Шань — западные Гималаи.

Вопрос о родственных взаимоотношениях видов, объединяемых нами в группу *I. persulcatus*, уже был освещен в значительной мере на сравнительно-онтогенетической основе (Филиппова, 1969). Условное название «группа *I. persulcatus*» мы ввели для видов, проявляющих между собой наиболее тесное филогенетическое родство в пределах подрода *Ixodes* (s. str.) и тяготеющих происхождением к юго-восточной Азии. По этому вопросу не существует иного мнения или каких-либо противоречащих данных. Здесь будет уместно внести лишь единственную поправку в вопрос о видовом составе группы *I. persulcatus*, исключив представителя зарубежной фауны юго-восточной Азии *I. ovatus* Neum., 1899. Этот вид входил в синтип *I. persulcatus* и считался длительное время близким к нему на основании, как выяснилось недавно, неточного описания. Более детальное изучение морфологии имаго, а также выведенных в лаборатории преимагинальных фаз показало, что сходство имаго этих двух видов ограничивается строением гнатосомы и скорее — результат параллелизма вследствие сходного типа паразитирования на крупных животных; вместе с тем имаго имеет ряд специфических черт, несвойственных подроду *Ixodes* (s. str.) вообще, а личинки и нимфы характеризуются совершенно иным типом строения гнатосомы, чем в подроду *Ixodes* (s. str.) (Yamaguti a. oth., 1971; коллекционный материал ЗИН АН СССР).⁴

Чтобы правильно оценить взаимоотношения *I. ricinus* и видов группы *I. persulcatus*, мы должны обратиться к сравнительно-онтогенетическим данным.

Померанцев (1948), признавая, что *I. ricinus* — типичный представитель европейской лесной фауны и имеет, по крайней мере, плиоценовый возраст, относил его к видам «чисто американского корня». При этом он исходил из сходства имагинальной фазы *I. ricinus* и североамериканского вида *I. scapularis* Say, 1821, распространенного на юге приатлантической части Северной Америки. В отношении последнего существовало даже мнение, что это не самостоятельный вид, а подвид первого — *I. ricinus scapularis* (Nuttall a. oth., 1911). Специально проведенное автором сравнительное изучение морфологии всех фаз жизненного цикла североамериканского *I. scapularis*⁵ показало, что этот вид морфологически обособлен от *I. ri-*

³ Последнее предположение позволяет сделать весьма обширные сборы со скота близ Сринагара, часть которых любезно передана в коллекции ЗИН АН СССР д-рами Колсом и Клиффордом (США).

⁴ Любезно прислан д-ром Клиффордом (США) и сборы С. П. Чунихина.

⁵ Коллекционный материал ЗИН АН СССР, любезно присланный д-ром Соненшайном (США).

cinus в значительно большей степени, чем последний от видов группы *I. persulcatus*, так как личинки и нимфы *I. scapularis* имеют вентральное положение аурикул, несвойственное палеарктическим видам *Ixodes* (s. str.) вообще. В настоящее время, когда фауна иксодид Северной Америки стала изучена достаточно подробно (Cooley a. Kohls, 1945), можно считать, что в приатлантической части из видов *Ixodes* (s. str.) только *I. muris* Bishopp et Smith, 1937 проявляет весьма тесное родство с палеарктическими видами, но свойственными средиземноморской фауне. С другой стороны, несколько видов, тяготеющих распространением к тихоокеанскому побережью и прилежащим к нему горным системам — *I. pacificus* Cooley et Kohls, 1943; *I. peromysci* Auguston, 1939, *I. jellisoni* Cooley et Kohls, 1938 (и возможно другие, для которых пока неизвестны преимагинальные фазы), проявляют несомненное родство с видами обсуждаемой группы.

Позже Померанцев (1950) снова высказал ту же мысль, но менее четко. Указывая, что (по имаго) «*I. ricinus* наиболее близок к *I. kazakstani* и североамериканскому *I. scapularis*», он относит его на основании особенностей сезонной активности, а также недостаточно изученного в тот период и неправильно истолкованного списка хозяев к «формам, происходящим из пустынно-степных ландшафтов западного типа». Надо сказать, что пустынно-степная средиземноморская фауна практически не содержит видов *Ixodes* (s. str.). Кроме этого, ошибка данной трактовки проистекает из преувеличения неизменности характера сезонных приспособлений вида при освоении территорий с совершенно иным климатом.

Сопоставление родственных связей *I. ricinus*, выявленных на сравнительно-онтогенетической основе, и особенностей его ареала позволяют по иному представить историю этого вида.

Особенно тесные родственные связи *I. ricinus* прослеживаются путем сравнительно-онтогенетического анализа с видами южной ветви группы *I. persulcatus*, а через их посредство — с *I. pavlovskyi* и собственно *I. persulcatus*. Так, длиннощетинковый тип хетомы идиосомы, свойственный обоим преимагинальным фазам *I. ricinus*, имеется, по крайней мере, у одной из преимагинальных фаз *I. kazakstani*, *I. kashmiricus*, *I. nipponensis*, *I. hyatti*. Тогда как одна из преимагинальных фаз этих представителей южной ветви группы *I. persulcatus* обладает короткощетинковым типом хетомы, свойственным обоим преимагинальным фазам *I. pavlovskyi* и *I. persulcatus* — представителям северной ветви группы. В строении гнатосомы личинки *I. ricinus* и всех видов группы *I. persulcatus* также имеются общие черты, например характер вооружения гипостома, отсутствующие у других видов *Ixodes* (s. str.). Имаго *I. ricinus*, *I. kazakstani*, *I. kashmiricus*, *I. nipponensis*, *I. nuttallianus* сохранили в той или иной степени остатки перепончатых придатков на коксах, полностью редуцированные у *I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*. С другой стороны, отдельные соответственные морфологические фазы *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*, *I. kashmiricus*, *I. nipponensis*, *I. ricinus* имеют у некоторых из этих видов настолько близкое строение, что даже при применении больших увеличений микроскопа для видовой диагностики их может быть использовано лишь очень ограниченное число структур.

Таким образом, в принципе допустимое североамериканское происхождение представителей современной европейской лесной фауны на основании приведенных выше данных не может относиться к *I. ricinus*.

Рецентные зоогеографические особенности *I. ricinus* — принадлежность к фауне мезофильных европейских широколиственных и смешанных лесов, не противоречат нашей гипотезе о происхождении этого вида от общего корня с видами группы *I. persulcatus*. Известно много примеров среди млекопитающих и птиц, когда типичные представители европейской лесной фауны проявляют наиболее тесное родство и общие корни с представителями фаун горных лесов южной Азии (Гептнер, 1936; Штегман, 1938, 1958).

Можно предположить, что в плиоцене, когда в теплоумеренной зоне евразийских широколиственных лесов, простиравшихся еще сплошной полосой от Атлантического до Тихоокеанского побережья, весьма широко

были распространены также *I. pavlovskyi*, *I. kashmiricus*, *I. nipponensis* и возможно другие, ныне вытесненные к югу или вымершие виды обсуждаемой группы, ареал *I. ricinus* существовал в рамках несколько шире современного. Скорее всего, перечисленные виды даже викариировали. Предположение, что в плиоцене *I. ricinus* был распространен шире на восток основано не только на наличии достаточных условий, но и на разрозненных находках за Уралом, которые логично рассматривать как реликты плиоценового ареала. К концу плиоцена — в плейстоцене под натиском тайги с севера и степей с юга произошло оттеснение к западу этого вида вместе с широколиственными и смешанными лесами, и в Западной Сибири образовался разрыв между ареалом *I. ricinus* и *I. pavlovskyi*, а также дизъюнкция ареала последнего на протяжении Восточной Сибири. К концу плиоцена и северные границы ареала *I. ricinus* начали сужаться, а в периоды наиболее сильных оледенений они значительно сдвигались к югу.

Учитывая четкую связь *I. ricinus* с мезофильными широколиственными и смешанными лесами, можно с большой достоверностью предполагать, что четвертичная история ареала этого вида дублировала колебания в распространении европейских лиственных и смешанных лесов. И подобно тому, как в послеледниковый период в умеренном климате южной подзоны азиатской тайги *I. persulcatus* нашел условия, благоприятствующие массовой численности и процветанию вида, так и в умеренном климате горных и равнинных широколиственных и смешанных европейских лесов процветающим и массовым видом в послеледниковый период становится *I. ricinus*. В Европе он проникает на север дальше других представителей не только своего подрода, но и рода; при этом *I. ricinus* сохраняет тесную связь с ландшафтами, которые содержат немало плиоценовых флористических элементов — с мезофильными широколиственными и смешанными лесами с хорошо развитым широколиственным травостоем. Именно в таких биотопах этот вид достигает массовой численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем сообщении рассмотрены близкородственные к *I. persulcatus* виды, история становления которых связана с мезофильными лесами теплоумеренной зоны Палеарктики. Обсуждаемые виды имеют в настоящее время разные типы ареалов, которые весьма подробно отражают историю ими занимаемых ландшафтов от плиоцена до наших дней. Многообразие биотопических и фаунистических связей и типов ареалов у азиатских видов группы *I. persulcatus* отнюдь не противоречат филогенетической целостности этих видов и *I. ricinus*, а, наоборот, на фоне данных систематики и палеогеографии, подтверждает ее. В различных систематических группах животных и растений, хорошо изученных и имеющих палеонтологический материал, можно найти примеры, когда наиболее близкородственные виды плиоценового возраста оказались ныне распространены в пределах тех же регионов, что *I. persulcatus*, *I. ricinus* и другие виды их группы (Гептнер, 1936; Штегман, 1938 и 1958; Васильев, 1957; Толмачев, 1958, и др.).

Об истории фауны иксодид Палеарктики имеется лишь единственное оригинальное исследование — Померанцева (1948). Полностью сохранил свою ценность сделанный в этой работе анализ истории формирования фауны иксодид на уровне родов. В этой же работе сделана попытка расшифровать историю Палеарктической фауны иксодид и на видовом уровне. Однако в тот период степень изученности вопросов систематики и распространения иксодид на видовом уровне оставалась еще очень низкой. Достаточно сказать, что более половины видов рода *Ixodes* фауны СССР совсем не было известно. Еще слабее была изучена сопредельная фауна. Почти полностью отсутствовали в тот период данные по морфологии преимагинальных фаз онтогенеза, без которых в этой паразитической группе клещей невозможно строить филогенетическую систематику, особенно на

уровне ниже родового. Установив принадлежность *I. ricinus* и *I. persulcatus* соответственно к европейской лесной и таежной фаунам, Померанцев за недостаточностью фактов не смог правильно расшифровать принадлежность их к единой филогенетической ветви внутри подрода *Ixodes* (s. str.) и пространственную историю. Действительно, если исключить современные знания по систематике видов подрода *Ixodes* (s. str.) в целом и группы *I. persulcatus* в частности, накопленные в последние годы, то судить об истинной степени родства между *I. persulcatus* и *I. ricinus* и развитии их взаимоотношений во времени и пространстве было бы весьма затруднительно.

Таким образом, оба основных переносчика вирусов клещевого энцефалита — *I. persulcatus* и *I. ricinus* принадлежат к единой филогенетической группе внутри подрода *Ixodes* (s. str.), тяготеющей происхождением к южной или юго-восточной Азии, а именно к ее мезофильным горным лесам. *I. ricinus* — наиболее западный представитель этой группы и скорее всего должен рассматриваться как автохтон европейских лесов. Ареал *I. persulcatus* формировался с востока, и зона трансгрессии этих двух видов — явление вторичное, вероятно, с многоэтапной и сложной в деталях историей и поочередно переходившей ролью «наступающего» вида. Несмотря на сложную пространственную историю и достаточную древность обоих видов, приспособление к условиям обитания в таких обширных по территории зональных ландшафтах как европейские леса и азиатская тайга, обеспечили завоевание огромных и в значительной степени непрерывных ареалов по сравнению с ареалами более южных горных азиатских видов.

Л и т е р а т у р а

- Бойко В. А. 1959. К зоогеографии иксодовых клещей и распространению клещевого энцефалита в Татарской республике. 10 Совец. по паразитол. пробл. и природноочаговым болезням, тез. докл., 1 : 49—50.
- Васильев В. Н. 1957. Дизъюнктивные и сплошные ареалы. Бот. журн., 42 (5) : 709—727.
- Ганиев И. М. 1954. К фауне и экологии клещей семейства Ixodidae района среднего течения р. Урала. Тр. ЗИН АН СССР, 16 : 489—498.
- Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. Биомедгиз. М.—Л. : 1—548.
- Гибет Л. А. и Никифоров Л. И. 1959. Материалы по иксодовым клещам лесостепи Западной Сибири. Зоол. журн., 38 (12) : 1806—1812.
- Гребенюк Р. В. 1966. Иксодовые клещи Киргизии. Изд. «Илим», Фрунзе: 1—328.
- Грибанов Л. Н., Лагов И. А. и Чабан П. С. 1970. Леса Казахстана. В кн.: Леса СССР. Изд. «Наука», 5 : 5—77.
- Дренски П. 1955. Состав и распространение на кърлежите (Ixodoidea) в България. Изв. Зоол. инст., 4—5, София : 109—168.
- Золотов П. Е., Сухомлинова О. И. и Вансулин С. А. 1969. Материалы к изучению очагов клещевого энцефалита Ленинградской области. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 38 (4) : 417—423.
- Коренберг Э. И., Дзюба М. И. и Жуков В. И. 1971. Ареал клеща *Ixodes ricinus* в СССР. Зоол. журн., 50 (1) : 41—50.
- Кучерук В. В., Иванова Л. М. и Неронов В. М. 1969. Клещевой энцефалит. В кн.: География природноочаговых болезней человека в связи с задачами их профилактики. «Медицина», М. : 171—216.
- Оленев Н. О. 1934. Северные границы распространения клещей Ixodoidea на материках земного шара. Изв. АН СССР, 2—3 : 367—388.
- Померанцев Б. И. 1948. Географическое распространение клещей Ixodoidea и состав их фауны в Палеарктической области. Тр. ЗИН АН СССР, 7 (3) : 132—148.
- Померанцев Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные, 4 (2) : 1—233.
- Сидоров Л. Ф. 1963. Развитие растительного покрова Памира в послеледниковое время. Бот. журн., 48 (5) : 625—639.
- Синицын В. М. 1962. Палеогеография Азии. Изд. АН СССР : 1—267.
- Синицын В. М. 1965. Древние климаты Евразии, 1. Изд. ЛГУ : 1—166.
- Синицын В. М. 1967. Введение в палеоклиматологию. Изд. «Недра», Л. : 1—231.
- Стадухин О. В. 1969. Распространение иксодовых клещей в Свердловской области. Матер. IV научно-практической конф. Свердловской областной и городской санэпидстанций. Свердловск : 284—288.
- Толмачев А. И. 1958. Ареал вида и его развитие. В кн.: Проблема вида в ботанике. I. Изд. АН СССР, М.—Л. : 293—316.

- Ульянова Н. И., Бессонова М. А., Захарова В. В., Кленов К. Н. и Сухомлинова О. И. 1969. Иксодовые клещи Ленинградской области как хранители возбудителей некоторых бактериальных болезней человека и животных. *Паразитол.*, 3 (3) : 223—227.
- Ушакова Г. В. 1958. Иксодовые клещи, паразитирующие на птицах низовьев реки Или. *Тр. Инст. зоол. АН КазССР*, 9 : 135—145.
- Ушакова Г. В. 1960. Эколого-фаунистический обзор иксодовых клещей низовьев реки Или. *Тр. Инст. зоол. АН КазССР*, 14 : 148—161.
- Филиппова Н. А. 1958а. Материалы по личинкам и нимфам подсем. *Ixodinae* Banks, 1907. *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 18 : 10—77.
- Филиппова Н. А. 1958б. К фауне иксодовых клещей (*Parasitiformes*, *Ixodidae*) наземных позвоночных Иссыккульской котловины. *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 18 : 110—119.
- Филиппова Н. А. 1969. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (*Ixodoidea*, *Ixodidae*) — переносчиков вирусов клещевого энцефалита. *Энтомол. обозр.*, 48 (3) : 675—688.
- Филиппова Н. А. 1971. О видах группы *Ixodes persulcatus* (*Parasitiformes*, *Ixodidae*). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Pom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом. *Паразитол.*, 5 (5) : 385—391.
- Филиппова Н. А. и Беляев В. Г. 1970. О видах группы *Ixodes persulcatus* (*Parasitiformes*, *Ixodidae*). V. *Ixodes pavlovskyi* Pom. и *I. nipponensis* Kitaoka et Saito в Приморье. *Паразитол.*, 4 (6) : 515—523.
- Хейсин Е. М. 1950. К вопросу о северной границе распространения клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Карело-Финской ССР. *Зоол. журн.*, 29 (6) : 572—574.
- Шепелев Д. С. 1963. О распространении клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus* в Вологодской области. *Зоол. журн.*, 42 (2) : 289—290.
- Штегман Б. К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. *Фауна СССР. Птицы*, 1 (2) : 1—156.
- Штегман Б. К. 1958. О некоторых чертах сходства в закономерностях распространения у птиц и млекопитающих. В кн.: *Проблемы зоогеографии суши*. Изд. Львовского унив. : 339—343.
- Aeschlimann A., Büttiker W., Elbl A. et Hoogstraal H. 1965. A propos des Tiques de Suisse (*Arachnoidea*, *Acarina*, *Ixodoidea*). *Rev. Suisse Zool.*, 72 (3) : 577—583.
- Arthur D. R. 1957. Studies on exotic *Ixodes* ticks (*Ixodoidea*, *Ixodidae*) from United States Navy and Army Activities. *Journ. Parasitol.*, 43 (6) : 681—694.
- Arthur D. R. 1965. Ticks of the genus *Ixodes* in Africa. The Athlone Press, London : 1—348.
- Clifford C. M., Hoogstraal H. a. Kohls G. M. 1971. *Ixodes hyatti*, n. sp. (*Acarina*: *Ixodoidea*), parasites of pikas (*Lagomorpha*: *Ochotonidae*) in the Himalayas of Nepal and West Pakistan. *Journ. Med. Ent.*, 8 (4) : 430—438.
- Clifford C. M., Keirans J. E. a. Hoogstraal H. 1971. *Ixodes* (*Ixodes*) *nuttallianus* Schulze: Redescription of female, description of male, and hosts and ecology in Nepal (*Acarina*: *Ixodidae*). *Journ. Med. Ent.*, 8 (4) : 439—442.
- Cooley R. A. a. Kohls G. M. 1945. The genus *Ixodes* in North America. U. S. Government printing Office, Washington : 1—246.
- Eichler W. 1968. Kritische Liste mitteleuropäischer Zeckenarten. *Angew. Parasitol.*, 9 (2) : 88—97.
- Feider Z. 1965. Fauna Republicii populare Romane. *Arachnida. Suprafamilia Ixodoidea*, 5 (2) : 1—404.
- Kitaoka Sh. a. Saito J. 1967. *Ixodes nipponensis* sp. n. (*Ixodoidea*, *Ixodidae*), a common cattle tick in Japan. *Nat. Inst. Anim. Health Quarterly*, 7 (2) : 74—83.
- Lachmayer J. 1967. Species composition and distribution of *Ixodoidea* (*Acarina*) in Poland. *Wiadoem. parasytol.*, 13 (4—5) : 511—514.
- Nuttall G. H., Warburton C., Cooper W. F. a. Robinson L. E. 1911. Ticks. A monograph of the *Ixodoidea*, 2, Cambridge, the University Press: 105—346.
- Senevet G. 1937. *Ixodoides*. Faune de France, 32. Paris : 1—100.
- Rosicky B., Cerný V. et Luli M. 1960. Contribution à l'étude sur la présence, la distribution et la bionomie des tiques (*Ixodoidea*) en Albanie. *Ces. Parasitol.*, 7 : 159—188.
- Yamaguti N., Tipton V. J., Keegan H. L. a. Toshioka S. 1971. Ticks of Japan, Korea, and the Ryukyu Islands. Brigham Young University Science Bulletin, Biol. ser., 15 (1) : 1—226.

ON SPECIES OF IXODES PERSULCATUS GROUP
(PARASITIFORMES, IXODIDAE), VII. PALAEOGENESIS
OF THE SOUTHERN BRANCH OF IXODES PERSULCATUS GROUP
AND INTERRELATIONS WITH I. RICINUS (L.)

N. A. Filippova

S U M M A R Y

Recent areas of species of the southern branch of *I. persulcatus* group (*I. kazakstani* distributed in mountain hydrophytic forests of Tien-Shan, *I. kashmiricus* known from mountain forests of Tien-Shan and West Himalayas, *I. nipponensis* from primary leaf-bearing forests of South Primorje and Japan Islands) are relict in their nature. Peculiarities of the areas as well as biotopic relations with vegetation formations rich in floristic pliocene relicts indicate the Pliocene age of these species. Taxonomic data based on comparative ontogenetic analysis show that *I. ricinus* has very close relationships with species of the southern branch of *I. persulcatus* group and through them with *I. persulcatus* and *I. pavlovskyi* proper. The history of the area of *I. ricinus* is closely associated with that of mesophilic broadleaved and mixed European forests. Thus, both main vectors of viruses of tick-borne encephalitis have common phylogenetic roots in the limits of the subgenus *Ixodes* (s. str.).
